

**FRUCTIFICACIÓN, FRUGIVORÍA Y DISPERSIÓN EN EL CACTUS GLOBULAR  
MELOCACTUS SCHATZLII EN EL ENCLAVE SEMIÁRIDO  
DE LAGUNILLAS, MÉRIDA, VENEZUELA**

**FRUITING, FRUGIVORY AND DISPERSAL OF THE GLOBULAR CACTUS  
MELOCACTUS SCHATZLII IN THE SEMIARID ENCLAVE  
OF LAGUNILLAS, MÉRIDA, VENEZUELA**

**Roberto Casado B.<sup>1</sup> y Pascual J. Soriano<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes,  
Mérida Venezuela. e-mail: rcasado@ula.ve

<sup>2</sup>Laboratorio de Ecología Animal A, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,  
Universidad de Los Andes, Mérida Venezuela. e-mail: pascual@ula.ve

**RESUMEN**

En este estudio nos planteamos dos objetivos fundamentales: i) hacer el seguimiento del proceso de fructificación desde la antesis hasta la emergencia del fruto del cactus globoso *Melocactus schatzlii* en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela, y ii) listar los principales consumidores de sus frutos y detectar los potenciales dispersores. Durante un año, contamos mensualmente, por cinco días, el número de frutos producidos por 102 cactus maduros sexualmente; igualmente, determinamos la composición y estructura del gremio de frugívoros asociado a frutos de *M. schatzlii*, mediante 398 horas de registros filmicos con cámaras de video. Los cactus fructificaron durante todo el año, exhibiendo dos períodos de máxima fructificación, uno en el lapso mayo-junio y otro entre octubre-diciembre. El tiempo promedio empleado desde la polinización hasta la formación de los frutos fue de 60±12 días (DE). El ritmo de producción de frutos y el régimen de precipitaciones de la zona de estudio mostraron una alta correlación cuando adelantamos un mes los datos de fructificación ( $r=0,86$ ). Entre los consumidores vertebrados el 90% de los eventos de consumo estuvo representado por los lagartos *Ameiva provitae* y *Cnemidophorus lemniscatus*, mientras que las aves *Tiaris bicolor* y *Mimus gilvus* ocuparon el 10% restante. Aunque los vertebrados fueron los responsables de más del 90% de la movilización de semillas, registramos 12 especies de invertebrados consumiendo los frutos, de los cuales, la hormiga *Ectatomma ruidum* empleó el mayor tiempo en los registros de consumo y las ninfas de *Blattidae* fueron los más importantes. En los experimentos de germinación, el 50% ( $T_{50}$ ) de las semillas lavadas, germinó en los primeros ocho días; el  $T_{50}$  de las semillas con pulpa, a los 11 días; y el  $T_{50}$  de las semillas defecadas por *C. lemniscatus* y por *A. provitae* ocurrió a los 11 y 13 días, respectivamente. En los controles de semillas lavadas y con pulpa germinó el 96% y 92% respectivamente, mientras que en los de ingeridas por *C. lemniscatus* y *A. provitae*, lo hizo el 93% y 83%, respectivamente, confirmando su papel funcional como dispersores de las semillas de *M. schatzlii*. Todos los tratamientos de germinación mostraron diferencias estadísticamente significativas al compararlos por pares, menos el par semillas tratadas por *C. lemniscatus* y semillas no lavadas. Un posible inhibidor de la germinación sólo parece actuar en retardar el tiempo de imbibición. Los lagartos *A. provitae* y *C. lemniscatus* fueron los responsables del consumo y movimiento de las semillas de *M. schatzlii*, lo cual refuerza a la saurocoria como el síndrome de dispersión para el género *Melocactus*.

**Palabras clave:** Andes, Cactaceae, dispersión, fenología, frugivoría, interacción planta-animal, saurocoria, Venezuela

**ABSTRACT**

The objectives of this study were: i) monitoring the fruiting process from anthesis to fruit emergency in the globular cactus *Melocactus schatzlii* in the Lagunillas semiarid enclave, Mérida-Venezuela, and ii) to identify their main fruit consumers and detect their potential seed dispersers. The number of fruits produced was registered in 102 sexually mature cacti, five days/month, during an entire year. Composition and structure of frugivorous guilds associated to *M. schatzlii* fruit production were also studied, in a 398 hour film record. Fruit production occurs throughout the year, with two periods of maximum production, the first between May and June, the second between October and December. The average range between pollination and fruit formation was 60±12 (DE) days. Fruit production patterns seem to be highly correlated with precipitation regimes ( $r=0.86$ ), as we inferred from forwarding one month of fruit production data. Vertebrates are the main fruit consumer of this species; represented in first

place by lizards, which account for the 90% of the consumption events, represented mainly *Ameiva provitae* and *Cnemidophorus lemniscatus*, while the remaining 10% is represented by two species of birds, *Tiaris bicolor* and *Mimus gilvus*. Despite the fact that vertebrates were responsible for more than 90% of seed mobilization, we recorded 12 species of invertebrate fruit consumers. In this guild, *Ectatomma ruidum* ants employ the longest time of consumption, according to the film records (>50 hours; 23 diurnal and nocturnal 27) followed by Blattidae nymphs (>25 hours, primarily nocturnal). Seedling germination experiments revealed that: 50% ( $T_{50}$ ) of the washed seeds germinated within 8 days;  $T_{50}$  of the seeds bearing pulp within 11 days; and  $T_{50}$  of the seeds defecated by *C. lemniscatus* and *A. provitae* within 11 and 13 days, respectively. Regarding the controls of the washed seeds and of the seeds with remains of pulp, germination percentages were 96% and 92%, respectively; whereas, in the case of the controls of the seeds ingested by *C. lemniscatus* and *A. provitae*, germination rates were of 93% and 83%, respectively, confirming their role as seed dispersors of *M. schatzlii*. Statistically significant differences were observed in all of the germination treatments when compared as pairs, save the pair seeds treated by *C. lemniscatus* and unwashed seeds. Potential germination inhibitors only appear to retard imbibition onset. The lizards *A. provitae* and *C. lemniscatus* were the main fruit consumers and the responsible of seed movement of *M. schatzlii*, which support saurocory as the dispersion syndrome for the *Melocactus* genus.

**Key words:** Andes, Cactaceae, dispersal, fenology, frugivory, plant-animal interaction, saurocory, Venezuela

## INTRODUCCIÓN

La dispersión es el proceso por el cual las semillas son transportadas desde la planta parental, hasta zonas distantes cuyas condiciones pueden ser ambientalmente apropiadas, promoviendo la germinación y el establecimiento de las plántulas (Howe y Estabrook 1977, Herrera 2002). De acuerdo al agente que ejecute la dispersión, los frutos y sus semillas exhiben un conjunto de características particulares denominadas síndromes, que les permiten facilitar la movilización por dicho agente a otras áreas; cuando se trata de animales las características pueden incluir además, la atracción del dispersor y la facilitación del consumo del fruto (Van der Pijl 1972).

El género *Melocactus* cuenta con unas 40 especies distribuidas desde México y Centro América, hasta Perú y Brasil, incluyendo las Antillas, Cuba, Trinidad, Tobago y las Guayanas (Rondón 2001, Nassar *et al.* 2007). Las características externas de sus frutos apuntan hacia la mediación de un vertebrado con visión a color como posible consumidor de sus semillas, pues en particular, los colores llamativos y la posición cerca del suelo de sus frutos se ajustan al síndrome de saurocoria, pese a que no desprenden el olor fétido típico de frutos con este síndrome; (Van der Pijl 1972, Howe y Smallwood 1982, Taylor 1991). La única información existente sobre la dispersión en este género, comprende los trabajos de Figueira *et al.* (1994) y Vasconcellos-Neto *et al.* (2000), quienes estudiaron los aspectos relativos a la frugivoría y dispersión de semillas de *M. violaceus*, así como la ecofisiología y morfología de sus frutos en la

región del Nativo en Brasil.

En los enclaves semiáridos de los Andes venezolanos, *M. schatzlii* y *M. andinus* representan las únicas especies reconocidas, siendo la primera quien exhibe la distribución más amplia dentro de estos enclaves (Ponce 1989). El fenómeno de polinización de *M. schatzlii*, la biometría de sus flores ornitófilas, sus polinizadores potenciales y los sistemas de entrecruzamiento, fueron estudiados por Nassar *et al.* (2007) en el enclave de Lagunillas. Sin embargo, los aspectos relativos a la fructificación y frugivoría en esta especie, así como sus dispersores, son poco conocidos. La ausencia de información sobre fructificación, consumo de frutos y dispersión de semillas de *M. schatzlii* nos indujo a realizar este estudio en el cual describimos en detalle el proceso de fructificación e identificamos a los consumidores de frutos, y dispersores de semillas de esta especie. Con este trabajo pretendemos alcanzar los siguientes objetivos: i) Precisar algunos atributos morfométricos de *M. schatzlii* y de sus frutos, así como el tiempo de formación y exposición de estos últimos. ii) Estudiar la magnitud de la oferta de frutos de *M. schatzlii* y su variación anual (fenología de fructificación). iii) Determinar la composición y estructura del gremio de frugívoros asociado a los frutos de *M. schatzlii*, así como el periodo de actividad e intensidad de consumo de cada uno. iv) Describir el comportamiento de los frugívoros en el consumo de los frutos. v) Evaluar el efecto del tracto digestivo de los frugívoros sobre la germinación de las semillas; y vi) Detectar la presencia de inhibidores o retardantes de la germinación.



**Figura 1.** A) Ejemplar adulto de *Melocactus schatzlii*. B) Ubicación del área de estudio señalada con una estrella (modificado de Ataroff y Sarmiento, 2003). C) Vista general del área de estudio.

### ÁREA DE ESTUDIO

La localidad de estudio es conocida como Mucumí y está situada en la cuenca media del Río Chama, a 2 Km SW de San Juan de Lagunillas (8°30'10" N y 71°21'53" W), a una elevación de 1000 m. (Figura 1B). Esta localidad forma parte del enclave semiárido intramontano de Lagunillas

de unos 350 km<sup>2</sup> (Ataroff y Sarmiento 2004) Mérida, Venezuela. Geológicamente, el enclave es el producto de amplias acumulaciones aluviales, con pendientes fuertes a moderadas, cortadas por taludes, que integran una muy tallada fosa tectónica, cuyos suelos presentan alto porcentaje de arena, con una fracción casi inexistente de materia orgánica y poca capacidad de retención



de agua; esto ocasiona que la erosión geológica sea muy evidente (Rojas 1970, Goudet 1978).

El clima está caracterizado por una precipitación media anual de 538 mm, distribuidos en un patrón tetraestacional o bimodal, con máximos entre abril-mayo y septiembre-octubre, exhibiendo un déficit hídrico a lo largo de casi todo el año; las temperaturas muestran un patrón isotérmico, con un valor promedio de 23°C y humedad relativa promedio del aire de 76% (Andressen y Ponte 1973, Rico *et al.* 1996, Rondón 2001).

La vegetación pertenece a la unidad ecológica arbustal espinoso (Figura 1C), en la cual se diferencian: i) un estrato superior constituido por leguminosas de los géneros *Prosopis* y *Acacia*, que forman un dosel abierto (de 3 a 4 m de altura) y por tres especies de cactáceas columnares de los géneros *Stenocereus*, *Cereus* y *Pilosocereus*, las cuales son emergentes del dosel; ii) un estrato intermedio (0,5-2,0 m) conformado principalmente por especies de los géneros *Croton*, *Cordia*, *Jatropha* y *Opuntia*; y iii) un estrato inferior (0-0,4 m) constituido por cactáceas de los géneros *Opuntia*, *Melocactus* y *Mammillaria* (Ataroff y Sarmiento 2004). Específicamente, la vegetación de Mucumí corresponde a la subunidad de cardonal abierto, que exhibe una proporción menor de especies de leguminosas arbustivas frente a las cactáceas columnares, presentando mayor apertura del dosel y con mayor proporción de suelo desnudo (Soriano y Ruíz 2003).

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Melocactus schatzlii*, Till & Gruber 1982, pertenece a la familia Cactaceae, subfamilia Cactoideae, Tribu Cereeae (Figura 1A); su hábito se caracteriza por exhibir una forma esférica-piramidal, con dimensiones máximas de hasta 25 cm de diámetro y 11 a 25 cm en altura, de 10 a 15 costillas, poco onduladas y de flancos algo cóncavos, epidermis lisa verde oscura, aréolas redondas de 3 a 4 mm de diámetro y con 5 a 7 espinas marginales, principalmente rectas y entre 6 a 12 mm de largo. Estos cactus de hábito globular, cuando son sexualmente maduros, exhiben en su parte apical una estructura cilíndrica conformada por fibras alargadas blancas densamente empaquetadas denominada cefalio, donde se desarrollan flores y frutos (Figura 1A) (Rondón 2001, Nassar *et al.* 2007). Sus flores son hermafroditas, pequeñas, tubulares, apicales y terminales con variaciones de

color rosado a rojo, sin olor distintivo, presentan antesis diurna, exhiben el síndrome de ornitofilia y se encuentran inmersas en el cefalio, del cual sólo emerge la parte superior de la corola durante la antesis. Igualmente, sus frutos pequeños, de forma cónica, de color rojo, violeta o rosado pálido, son bayas que se desarrollan en el interior del cefalio y emergen de éste una vez que alcanzan la madurez. Un fruto maduro presenta semillas negras, pequeñas, nunca excediendo los 2 mm de largo (Rondón 2001, Nassar *et al.* 2007).

La planta puede producir diariamente de una a cinco flores, que son autocompatibles y presentan una tasa de fertilización de óvulos en condiciones naturales, cercana al 60%, que genera semillas viables (Nassar *et al.* 2007). Los colibríes *Amazilia saucerrottei*, *A. tzacatl*, *Chlorostilbon stenura* y *Chrysolampis mosquitus* son los principales visitantes y polinizadores de las flores de *M. schatzlii*, siendo *A. saucerrottei* el responsable del 69% de las visitas (Nassar *et al.* 2007). Los visitantes invertebrados más comunes de las flores son hormigas de ocho morfoespecies de las subfamilias Polichodrinae, Formicinae, Ponerinae y Myrmicinae (Nassar *et al.* 2007).

Al madurar, los frutos de *M. schatzlii* exhiben las siguientes características: tamaño pequeño (25 - 40 mm de longitud) y forma cónica, entre 6 y 10 mm de diámetro mayor, carnosos y con alto contenido de agua, su coloración rojo intensa, contrasta con la matriz blanca-grisácea del cefalio y contienen semillas pequeñas, negras y rugosas (Rondón 2001). Una vez completada la maduración, estos frutos con desarrollo criptocárpico, emergen del cefalio. Aunque este proceso se produce en cualquier momento del día, al menos en *M. violaceus* ocurre con mayor rapidez en las horas más cálidas (Figueira *et al.* 1994).

### Observaciones sobre *Melocactus schatzlii*:

**Morfometría.** En individuos sexualmente maduros de *M. schatzlii* (n = 30) medimos la altura máxima desde su base hasta lo más alto del cefalio y el diámetro máximo del tallo.

**Tiempo de desarrollo de los frutos.** Seleccionamos 50 individuos y marcamos una flor por planta, atando en la parte más baja posible del perianto de flores que completaron la antesis sin haber sufrido ningún tipo de depredación, dos hilos entrelazados, blanco y negro. Realizamos revisiones semanales del avance del desarrollo de los frutos, hasta que resultó inminente su pronta expulsión, en ese momento, efectuamos las observaciones cada dos

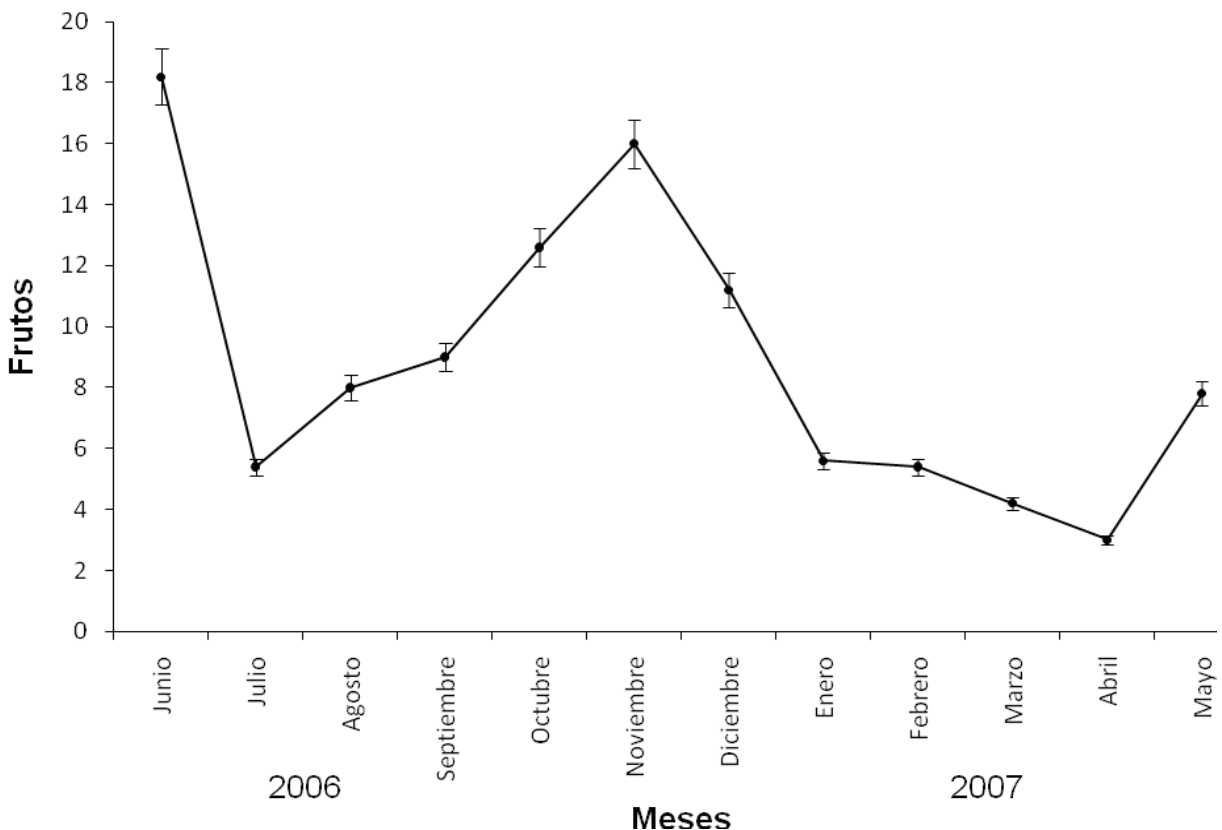
días hasta la expulsión del fruto.

*Tasa de emergencia del fruto.* Marcamos 30 frutos situados en la base de las fibras blanquecinas del cefalio, empleando un procedimiento semejante al descrito en la sección anterior, pero sólo amarramos un hilo de color blanco en el vestigio del perianto. Seguidamente, determinamos el tiempo que emplearon en desprenderse del cefalio, para lo cual medimos cuánto sobresalía el fruto, mediante una escala graduada apoyada en el cefalio, en intervalos de 30 minutos, hasta que los frutos se desprendieron. Distinguimos cuatro fases en el proceso de expulsión: FI) fruto a ras de las espinas del cefalio (0 - 1 mm), FII) de 2 - 6 mm fuera del cefalio, FIII) de 7 - 12 mm fuera del cefalio, y FIV) por encima de 13 mm fuera del cefalio. Evitamos el consumo de los frutos marcados, con un excluidor elaborado con tela de tul, que colocamos en el cefalio impidiendo el acceso de los consumidores.

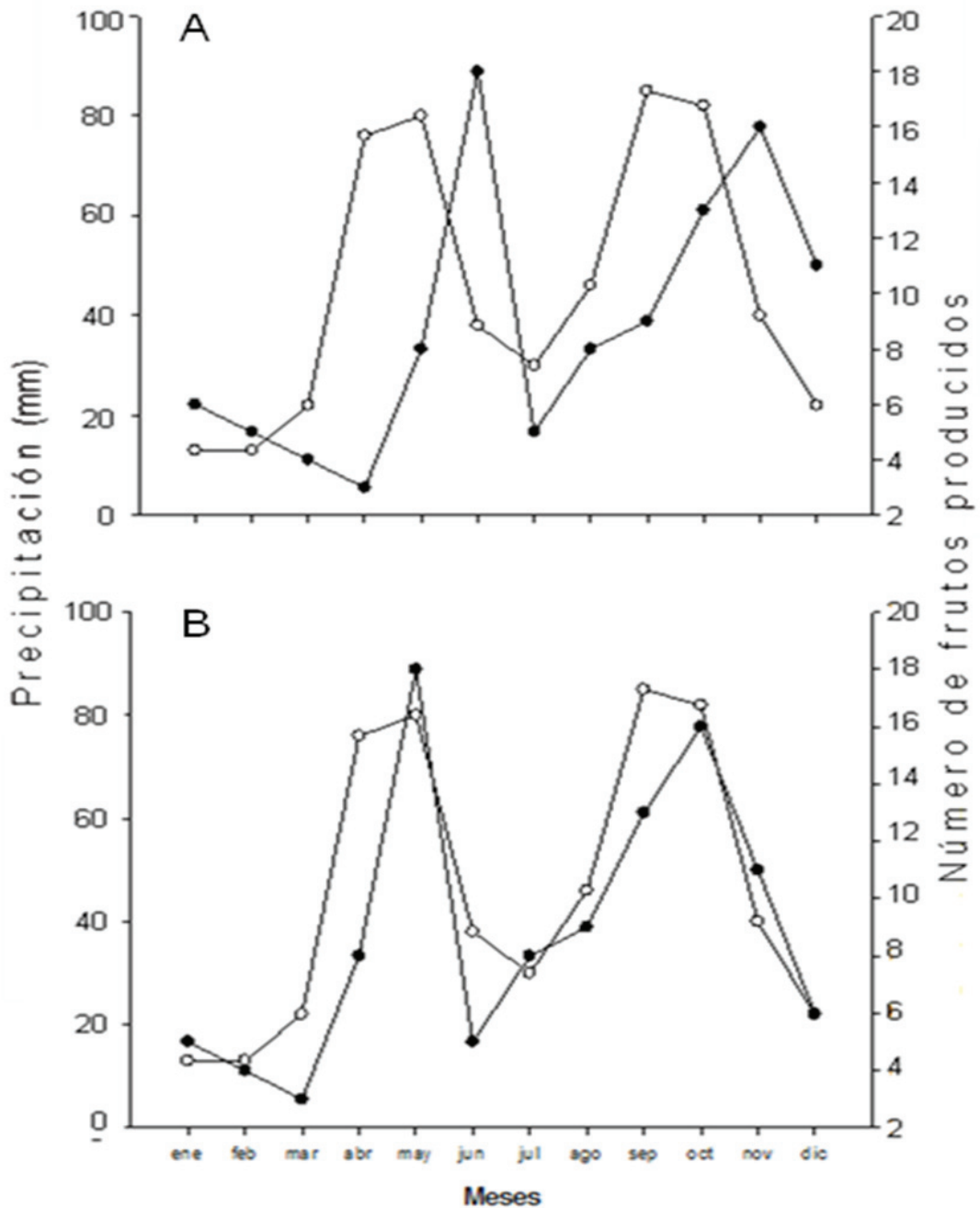
*Frecuencia de producción de frutos.* Determinamos

la frecuencia de aparición de frutos en 102 individuos de *M. schatzlii* distribuidos a lo largo de un sendero con abundancia de cactus, a los que observamos cada mes durante cinco días consecutivos en el lapso junio 2006 – mayo 2007. Enumeramos los cactus en su base utilizando un marcador indeleble y, en cada caso, anotamos las siguientes observaciones: número de frutos en el cefalio y condición en alguna de las cuatro categorías: FI, FII, FIII y FIV; concavidades visibles debidas a la extracción por los consumidores o a la expulsión natural del fruto; consumidores de frutos, así como también, hora de inicio y fin de las observaciones. Finalmente, empleamos el valor promedio de los cinco días registrados de cada mes, durante el lapso de estudio, obteniendo para cada mes un promedio diario de producción de frutos.

*Características del fruto.* Empleamos 30 frutos procedentes de plantas diferentes, que transportamos al laboratorio en envases plásticos herméticamente cerrados para evitar su



**Figura 2.** Tasa diaria de producción por mes de frutos maduros de *Melocactus schatzlii* (n = 102) en el período 2006 – 2007 en la localidad de estudio. Las barras representan la desviación estándar.



**Figura 3.** A) Tasa diaria de producción de frutos maduros de *M. schatzlii* (círculos negros) y el régimen de precipitaciones (círculos vacíos), en el área de estudio, fructificación no desplazada, coeficiente de correlación de Spearman  $r = 0,30$  ( $P \leq 0,01$ ). B) Fructificación retrasada un mes con respecto al régimen de precipitaciones en Mucumí, coeficiente de correlación de Spearman  $r = 0,86$  ( $P \leq 0,01$ ).

deshidratación. Registramos el largo y diámetro mayor de cada fruto con un calibrador Mitutoyo® (apreciación = 0,01mm). Registramos también su peso fresco con una balanza digital Shimadzu®, modelo Libror EB-280 (apreciación = 0,01g) y lo colocamos en una estufa hasta obtener un peso constante para determinar así su contenido de agua. Seguidamente, cuantificamos las semillas de cada fruto, distinguiendo entre semillas viables (de color negro) y semillas abortadas (de color rojo claro o apariencia translúcida). Con los datos de cada uno de los grupos de medidas definidas, calculamos: el promedio y la desviación estándar.

### Frugívoros asociados

En este trabajo consideramos como frugívoros asociados a *M. schatzlii*, todos aquellos animales que consumieron o removieron los frutos parcial o totalmente en el cefalio, el suelo o cualquier superficie en la que se encontraran, durante su emergencia y posterior caída.

*Listado de especies.* Para obtener el inventario de los frugívoros diurnos y nocturnos asociados a *M. schatzlii*, realizamos filmaciones de 24 horas entre los meses de octubre de 2007 y febrero de 2008, por medio de dos unidades de filmación. Cada una de ellas constaba de: una cámara de seguridad, Lorex™ (Strategic Vista Corp., modelo No. CVC6993, color CCD) con visión infrarroja; un equipo de grabación de cintas VHS, JVC® (modelo HR-J3009UM, SQPB); un monitor portátil de 8,9

cm, marca COBY® (modelo TF-TV350) para ajustar la distancia y el encuadre; así como también un inversor DC-AC JENSEN® (modelo JP30). Las cámaras estuvieron colocadas a unos 25-35 cm del cactus con frutos, sujeta a una espiga de madera. Todo el equipo fue alimentado por una batería de automóvil (700 Amp., 12 Volt. DC), cuya corriente hicimos pasar por el inversor, para obtener un voltaje de salida de 110 Volt. AC. Salvo la batería y la cámara, colocamos el resto de los equipos de cada unidad de filmación en un contenedor plástico con tapa para resguardarlos de polvo, humedad y lluvia. Adicionalmente, registramos la fecha, hora y duración de los *eventos de consumo* (definidos como el consumo o remoción total o parcial de los frutos), colocando una etiqueta especificando el día, mes y año, así como un reloj analógico que siempre fueron visibles en las filmaciones.

Para las filmaciones, enfocamos cada cámara hacia un número de cactus, que varió entre uno y tres, cada uno de los cuales presentó entre uno y cuatro frutos en fase de expulsión.

**Índices de consumo de los frugívoros.** Con la información de las filmaciones, cuantificamos la frecuencia y duración de cada uno de los eventos de consumo. Determinamos el índice de consumo específico (*ICe*) (modificado de Soriano *et al.* 1999) que pondera la intensidad de uso que cada especie frugívora asociada a los frutos de *M. schatzlii* ejerce sobre un fruto en una hora. Definido como:  $ICe = (SiVe)/E$ . Donde: *Si* = número promedio

**Tabla 1.** Lista de los frugívoros vertebrados, en 398 horas de esfuerzo (250 horas diurnas y 148 horas nocturnas) con sus frecuencias y porcentajes de eventos de consumo de frutos de *M. schatzlii*, en el área de estudio.

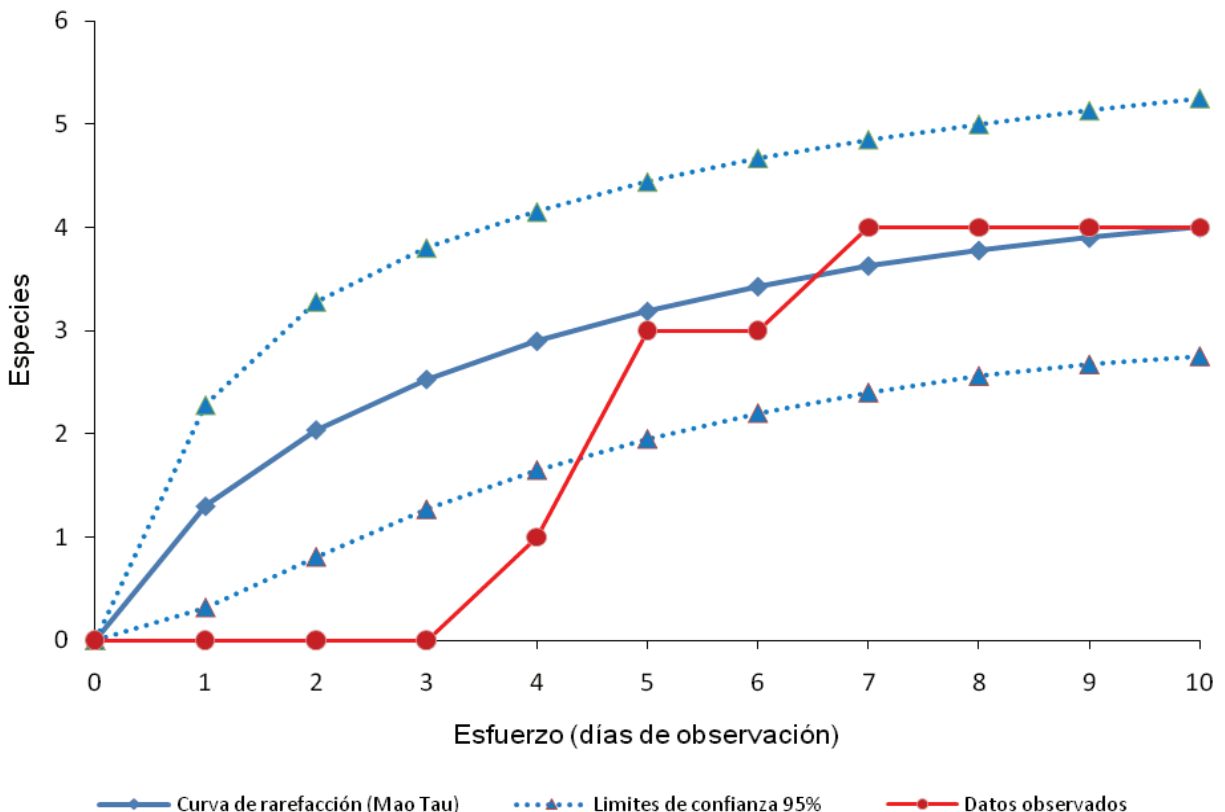
Clase	Orden (suborden)	Familia	Especies	Eventos de consumo	% de consumo	% de eventos
Reptilia	Squamata (Lacertilia)	Teiidae	<i>Ameiva provitae</i>	29	72,5	90
			<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	7	17,5	
Aves	Piciformes	Emberizidae	<i>Tiaris bicolor</i>	3	7,5	10
		Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>	1	2,5	
<b>Total</b>			4	40	100	100

de semillas por fruto ingeridas por la especie  $i$ , valor que obtuvimos al promediar la sumatoria de semillas viables y abortadas de 30 frutos provenientes de 30 cactus;  $V_e$  = número de visitas efectivas o eventos de consumo por la especie  $i$ ;  $E$  = esfuerzo total de observación expresado en horas-fruto. También calculamos el índice de consumo gremial ( $IC_g$ ; Soriano *et al.* 1999), que cuantifica la intensidad de uso que una categoría funcional ejerce sobre los frutos, el cual resulta de la sumatoria de los  $IC_e$  de los frugívoros.

**Pruebas de germinación.** Empleamos semillas provenientes de 20 frutos de diferentes individuos de *M. schatzlii*, cuyas pulpas mezclamos y removimos hasta obtener una mezcla homogénea, con la finalidad de eliminar las variaciones individuales (Naranjo *et al.* 2003). Utilizamos esta mezcla en dos de los tres tratamientos siguientes: i) Semillas lavadas (control 1) que consistió en lavar las semillas con agua corriente de una parte de la mezcla de pulpa, de tal manera que con movimientos y presión de los dedos, les

quitamos todo el mucílago a su alrededor; con este tratamiento eliminamos los posibles inhibidores de germinación de las semillas. ii) Semillas con pulpa (control 2); en este caso empleamos la pulpa con semillas directamente de la mezcla; este tratamiento consideró la germinación de las semillas en presencia de posibles inhibidores; y, iii) semillas ingeridas por los frugívoros; empleamos semillas defecadas por las especies frugívoras seleccionadas, previamente alimentadas con frutos de *M. schatzlii*, puesto que no aceptaron consumir de la mezcla de pulpa que utilizamos en los controles.

En cada uno de los tratamientos, de los cuales realizamos 10 réplicas, empleamos cápsulas de Petri tapadas, contentivas de dos hojas de papel absorbente sobre las cuales colocamos 50 semillas. Todos los días revisamos las semillas de cada tratamiento y rociamos con agua. Seguidamente, cuantificamos y retiramos las semillas que habían iniciado la germinación, considerando como germinadas, a todas aquellas en las que había emergido la radícula (Salisbury and Ross 1992).



**Figura 4.** Curvas de acumulación y de rarefacción de especies vertebradas asociadas a *M. schatzlii* en el área de estudio.

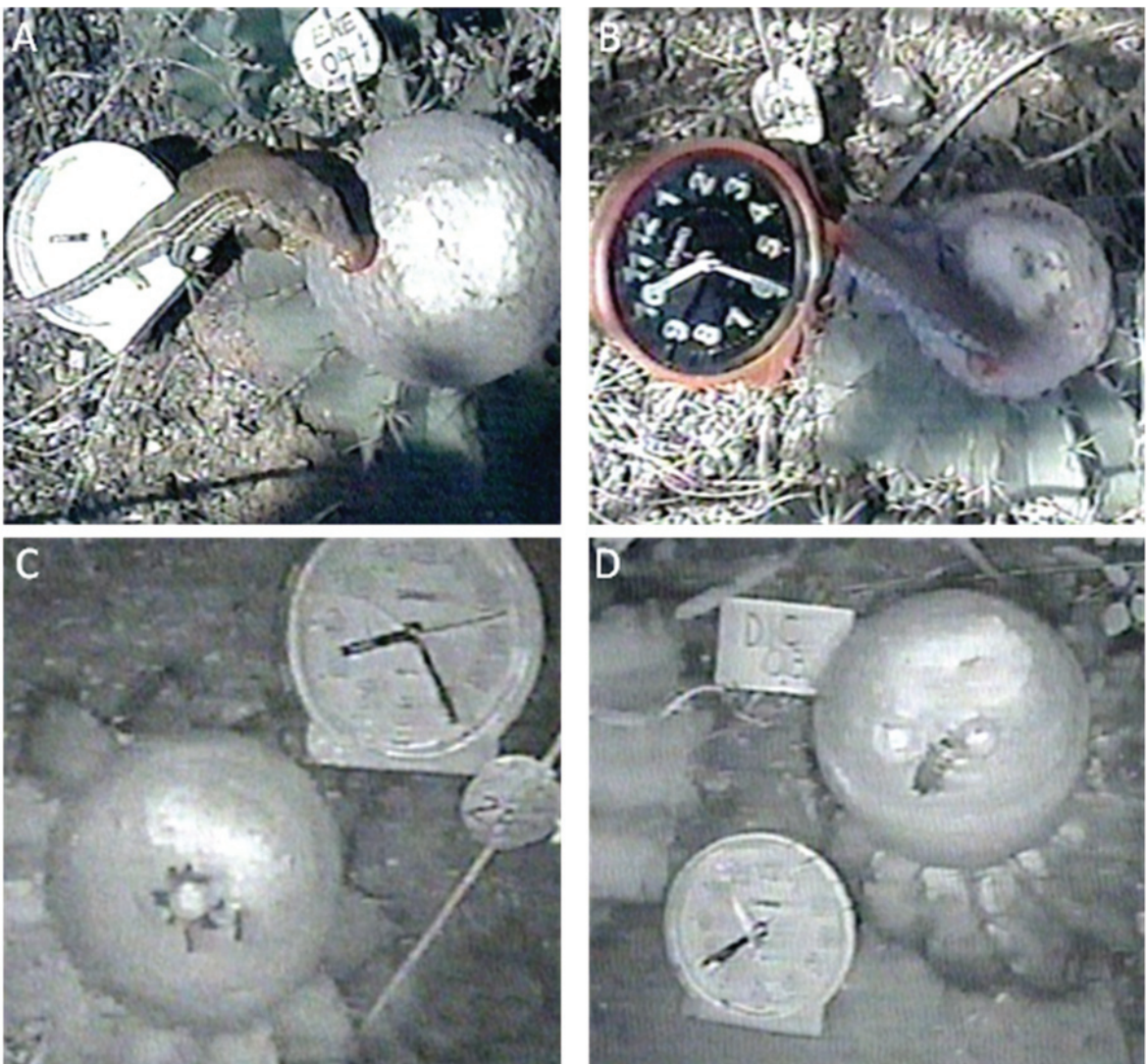


## FRUCTIFICACIÓN, FRUGIVORÍA Y DISPERSIÓN EN *M. SCHATZLII*

Para evitar ataque de hongos, aplicamos al segundo día a cada cápsula de Petri, unas gotas de solución comercial al 1% de hipoclorito de sodio.

Para obtener las semillas tratadas por los frugívoros, utilizamos terrarios contentivos de dos recipientes: uno con agua, y otro con larvas de coleóptero *Tenebrio molitor* como fuente de proteínas. Diariamente, revisamos el contenido de los terrarios, recogimos y guardamos las defecaciones de las que separamos las semillas intactas que empleamos en el tratamiento iii de las pruebas de germinación.

**Procesamiento de los datos.** Para correlacionar la producción de frutos de los cactus marcados con la precipitación, vinculamos nuestros datos con aquellos provenientes de la estación meteorológica de San Juan de Lagunillas, correspondientes al lapso 1970-1987; mediante el empleo del coeficiente de correlación de Spearman de Microsoft Office Excel 2007. Por otra parte, para estimar el número de especies asociadas a *M. schatzlii* construimos curvas, tanto de acumulación de especies, como de rarefacción y estimamos los valores teóricos de la riqueza de especies que proponen los índices de Chao 2 y Jackknife, aplicando el programa



**Figura 5.** Eventos de consumo de frutos de *M. schatzlii* por *A. provitae* (A), *C. lemniscatus* (B), *E. ruidum* (C) y ninfa de Blattidae (D).

EstimateS 750 (Colwell 2005). Además, a todos los valores promedio les hemos asociado +/- una desviación estándar (DE). Finalmente, con los datos obtenidos en las pruebas de germinación de cada tratamiento, construimos gráficas con el número acumulado de semillas germinadas en el tiempo de duración de las pruebas, cuyas curvas comparamos por pares de tratamientos por medio del test de Kaplan-Meier, prueba no paramétrica que estima la función de supervivencia de datos de tiempo de vida (Scott *et al.* 1984) para probar si hubo diferencias estadísticamente significativas entre ellas.

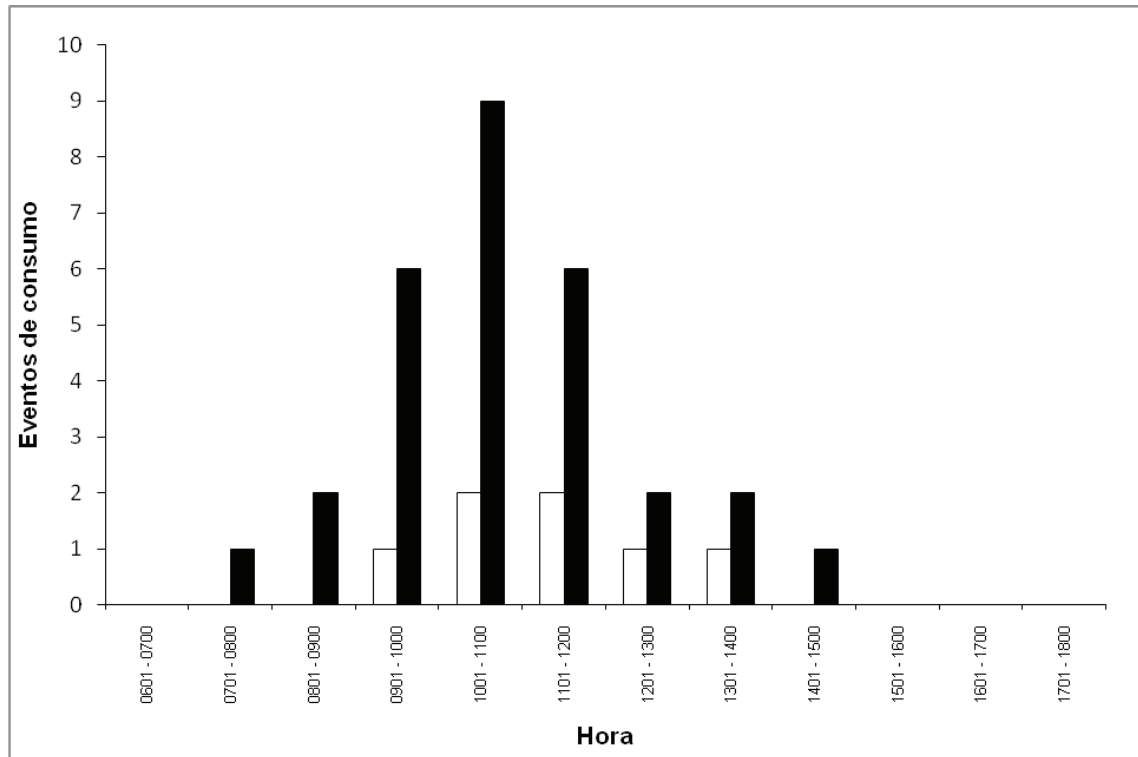
## RESULTADOS

**Medidas y observaciones fenológicas de *Melocactus schatzlii*.** Los individuos estudiados ( $n = 30$ ) arrojaron promedios  $\pm$  DE de altura del tallo y cefalio, así como de su diámetro mayor de  $170,8 \pm 34,3$  mm y  $143,2 \pm 17,1$  mm, respectivamente. Los frutos poseen elevado contenido de agua, que correspondió al 85% de su peso total. La duración del proceso de formación de los frutos desde la polinización ( $n = 50$  flores) fue de  $60 \pm 12$  días. Por su parte, el proceso de expulsión de los frutos del cefalio ( $n = 30$ ), varió entre cuatro y nueve horas, teniendo lugar en cualquier momento del día. En este proceso, apreciamos que en la FI la pendiente fue baja (0,54), indicando una lenta tasa de expulsión; a continuación la pendiente incrementó entre las FII y FIII (1,04); para acusar una nueva disminución en la FIV (0,36); y finalmente concluir con su caída del cefalio. Aunque también observamos frutos en el proceso de expulsión durante la noche, no realizamos registros de su velocidad. Por otra parte, cuando los frutos eran finalmente expulsados del cefalio, dejaban una cavidad que entre cinco a diez minutos terminaba por cerrarse. Sin embargo, cuando un fruto era arrancado del cefalio estando aún más de la mitad de su longitud en su interior (FI y FII), la concavidad resultante era claramente visible aún después de tres horas. Los frutos estudiados ( $n=30$ ) mostraron una longitud y un ancho máximo promedios de  $19,8 \pm 4,4$  mm y  $8,1 \pm 3,3$  mm, respectivamente; igualmente, el número promedio de semillas por fruto fue de  $150 \pm 67,6$ , del cual, el 8 % fueron semillas abortadas; por su parte, el peso fresco promedio de los frutos fue  $0,82 \pm 0,29$  g; cuyo porcentaje promedio en contenido de agua fue de  $85 \pm 2,8\%$ .

Los individuos estudiados de *M. schatzlii* produjeron frutos a lo largo de todo el año; sin embargo, pudimos distinguir dos períodos de máxima fructificación, uno en el lapso mayo-junio, mientras que el otro ocurrió en octubre-diciembre (Figura 2). El ritmo de producción mensual de frutos y los promedios de precipitaciones de la zona de estudio durante el período 1970 – 1987, (Figura 3A) mostraron una baja correlación cuando empleamos el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s=0,30$  ( $P \leq 0.01$ )). Sin embargo, cuando correlacionamos los datos de fructificación con los de precipitación del mes anterior (Figura 3B), la relación entre estas dos variables aumentó significativamente ( $r=0,86$  ( $P \leq 0.01$ )). No obstante, cuando repetimos esta correlación considerando únicamente los valores de precipitación durante los meses de este estudio, la correlación de Spearman arrojó un valor intermedio ( $r = 0.53$  ( $P \leq 0.01$ )).

**Frugívoros asociados: vertebrados.** Realizamos un esfuerzo de 398 horas de filmación (250 horas diurnas y 148 horas nocturnas) las cuales comprendieron 242 horas en cactus con un fruto, 106 horas en cactus con dos frutos, 21 horas en cactus con tres frutos y 29 horas en cactus con cuatro frutos, para totalizar un esfuerzo global de 625 horas/fruto; lo cual nos permitió detectar dos especies de lagartos, *Ameiva provitae* y *Cnemidophorus lemniscatus*, así como dos especies de aves, *Tiaris bicolor* y *Mimus gilvus* (Tabla 1). Las curvas de saturación realizadas para las especies de vertebrados frugívoros (curvas de rarefacción y de datos observados) alcanzaron una reducción considerable de sus pendientes y se igualaron en cuatro especies, además de ubicarse dentro de los límites de confianza del 95% (Figura 4) lo cual sugiere que alcanzamos los valores predichos por el modelo. De igual manera, los valores estimados de los índices Chao 2 y Jackknife (Colwell 2005) son de 4 y 4,9 especies, respectivamente.

En cuanto a la importancia de los frugívoros vertebrados, destacan los lagartos con el 90% de los eventos de consumo, el 10% restante corresponde a las aves (Tabla 1). Todas las especies de frugívoros vertebrados que detectamos son diurnas. Cabe destacar que en ocho de los 29 eventos de consumo realizados por *A. provitae*, este lagarto tomó los frutos del suelo (27,6%), mientras que *C. lemniscatus* lo hizo en un 42,9%. En 28 de los casos (70%) el evento de consumo



**Figura 6.** Frecuencia diaria de consumo de frutos de *M. schatzlii* por *A. provitae* (barras negras) y *C. lemniscatus* (barras claras).

ocurrió antes del mediodía, siendo *A. provitae* el responsable del 75% de tales eventos.

Detectamos dos condiciones que incidieron sobre la duración de los eventos de consumo: i) fase de expulsión del fruto en el cefalio; cuando los frutos en el cefalio se encontraron en FI o FII, observamos que para vencer su resistencia y poder extraerlos, los lagartos los arañaron y alternaron mordiscos e insistentes tirones, en un lapso de hasta 15 segundos; pero cuando los frutos se encontraban en FIII o FIV los lagartos mordieron el fruto y rápidamente, entre dos y cuatro segundos, lograron arrancarlo del cefalio (Figura 5A y 5B). ii) Tipo de frugívoro; las obvias diferencias entre aves y lagartos, involucran distintas maneras de manipular e ingerir los frutos; así, las aves los extrajeron con sus picos y se retiraron volando; mientras que los lagartos, en la mitad de los casos, los consumieron sobre el cefalio o en el suelo junto al cactus, mientras que en el resto de los eventos, los transportaron fuera del campo visual de la cámara.

**Índices de consumo de los frugívoros.** En el caso de los lagartos, *A. provitae*, arrojó un  $ICe =$

11,80 semillas/hora/fruto; mientras que para *C. lemniscatus*, el  $ICe = 2,85$  semillas/hora/fruto. Por lo tanto, *A. provitae* figuró como el vertebrado con mayor capacidad de consumir y movilizar las semillas de *M. schatzlii*. El  $ICg$  de ambos lagartos totalizó 14,65 semillas/hora/fruto de *M. schatzlii*. Ambas especies de lagartos consumieron frutos en el suelo luego de expulsados del cefalio, incluso si presentaban secciones consumidas por invertebrados, o aún ante la presencia de éstos. Observamos a un *C. lemniscatus* que se trepó y se posó por casi un minuto sobre un cefalio con un fruto en FIV, y pese a que era evidente su detección, el lagarto no lo consumió. Tanto *A. provitae* como *C. lemniscatus*, luego de obtener el fruto, lo masticaron repetidas veces antes de tragarlo, en otras ocasiones lo masticaban y lo dejaban caer, lo volvían a tomar, repitiendo esta acción varias veces hasta tragarlo. Además, los eventos de consumo por los lagartos ocurrieron en los cefalios en un 94% y el 6% restante en el suelo.

La frecuencia diaria de los eventos de consumo de *A. provitae*, *C. lemniscatus*, *T. bicolor* y *M. gilvus*

fue del 70% en horas de la mañana, donde *A. provitae* manifestó una actividad unimodal desde las 0700 hasta las 1500 horas, manifestando un máximo entre las 0900 y las 1200 horas (72,4%); seguido por *C. lemniscatus*, también con actividad unimodal comprendida entre las 0900 y las 1400 horas con un máximo de actividad entre las 1000 y las 1200 h (Figura 6). No parece existir repartición del tiempo ni interferencia de consumo de frutos de *M. schatzlii* entre estas dos especies de lagartos.

**Frugívoros asociados: Invertebrados.** Además de los vertebrados antes mencionados, el esfuerzo de filmación realizado únicamente nos permitió detectar insectos (Tabla 2), principalmente representados por hormigas (nueve especies), una cucaracha (Blattidae), un grillo (Tettigoniidae) y dos mariposas (Lepidoptera). Aunque en las filmaciones los invertebrados ocuparon un tiempo apreciable consumiendo frutos (Tabla 2) su importancia en el transporte de frutos y semillas fue baja, en virtud de la reducida masa efectiva que fueron capaces de consumir y de transportar. Estos invertebrados no removieron

los frutos completos del cefalio, sólo consumieron segmentos del mismo, como pulpa sola o pulpa con algunas semillas, en períodos de tiempo de hasta seis horas. Los frutos caídos al suelo y detectados por cualquiera de las nueve especies de Formicidae, fueron transportados en fragmentos. Todos los invertebrados realizaron actividades de consumo diurna y nocturna, totalizando más de 114 horas en total (Tabla 2). Ocho de las nueve especies de Formicidae consumieron los frutos principalmente durante el día, sólo *Ectatomma ruidum* (Figura 5C), quien además de mostrar la mayor duración total de eventos de consumo entre los invertebrados tanto en el día como en la noche, dedicó mayor cantidad de tiempo a la actividad nocturna.

Los individuos observados de ninfas de cucarachas (Blattidae) (Figura 5D) consumieron solamente zonas puntuales del epicarpio y parte superficial del mesocarpio de los frutos de *M. schatzlii*. Esta actividad fue más intensa en horas nocturnas (75%) que durante el día (25%) que correspondió a las últimas horas de la tarde (1740-1800h) y las

**Tabla 2.** Lista de frugívoros invertebrados relacionados con *M. schatzlii* registrados en 398 horas de filmación (250 horas diurnas y 148 horas nocturnas), en el área de estudio.

Familia	Subfamilia	Especie	Duración de los eventos de consumo diurnos (hh:min)	Duración de los eventos de consumo nocturnos (hh:min)	Duración total de los eventos de consumo (hh:min)
Formicidae	Ponerinae	<i>Ectatomma ruidum</i>	22:59	27:23	50:22
		<i>Acromyrmex cf. rugosus</i>			
		<i>Acromyrmex</i> sp. 2			
	Myrmicinae	<i>Crematogaster rochai</i>			
		<i>Pheidole fallax</i>	35:41	02:53	38:34
		<i>Pheidole</i> sp. 2			
	Formicinae	<i>Camponotus</i> sp. 2			
	Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex brunneus</i>			
	Ponerinae	<i>Odontomachus bauri</i>			
Blattidae	----	Sp. 1	06:05	19:44	25:55
Tettigoniidae	----	Sp. 3	----	00:19	00:19
	Lepidoptera		00:00:10	00:02	00:03
<b>Total</b>			<b>64:45</b>	<b>50:11</b>	<b>114:55</b>



primeras horas del amanecer (0600-0630 h). No incluimos a los invertebrados en los cálculos de *ICe* por la manera en que éstos consumieron a los frutos: Blattidae y Tettigoniidae consumieron solo regiones del pericarpio, Lepidoptera sólo fluidos, y los Formicidae cortaron y transportaron secciones de frutos de unos pocos milímetros, incluidas semillas, hasta sus hormigueros.

Los Formicidae fueron los principales consumidores de frutos de *M. schatzlii*. La especie *E. ruidum* exhibió el mayor tiempo en eventos de consumo de frutos del cactus, tanto diurnos como nocturnos. Otros invertebrados, que no registramos durante las filmaciones, pero que los observamos consumiendo frutos de *M. schatzlii* durante recorridos en el trabajo de campo, fueron coleópteros de las familias Tenebrionidae, con cuatro individuos observados en tres eventos de consumo, y Curculionidae, con dos individuos de *Cactophagus* sp., también, en dos eventos de consumo.

**Pruebas de germinación.** Con un esfuerzo de 141 horas/trampa colectamos cinco lagartos, tres *A. provitae* y dos *C. lemniscatus*, que mantuvimos en cautiverio durante 23 y 26 días, respectivamente, a quienes les ofrecíamos frutos y colectamos sus defecaciones diariamente. El tiempo de tránsito de las semillas por los tractos digestivos de ambas especies de lagartos fue de dos a tres días. Al finalizar esta prueba, liberamos a los lagartos donde fueron capturados. *A. provitae* y *C. lemniscatus* no causaron daño físico a las semillas (<5%) al consumir los frutos; además, las semillas ingeridas germinaron en un alto porcentaje (83% y 93%, respectivamente; Tabla 3).

Tanto las semillas consumidas por los lagartos *C. lemniscatus* y *A. provitae* como las lavadas,

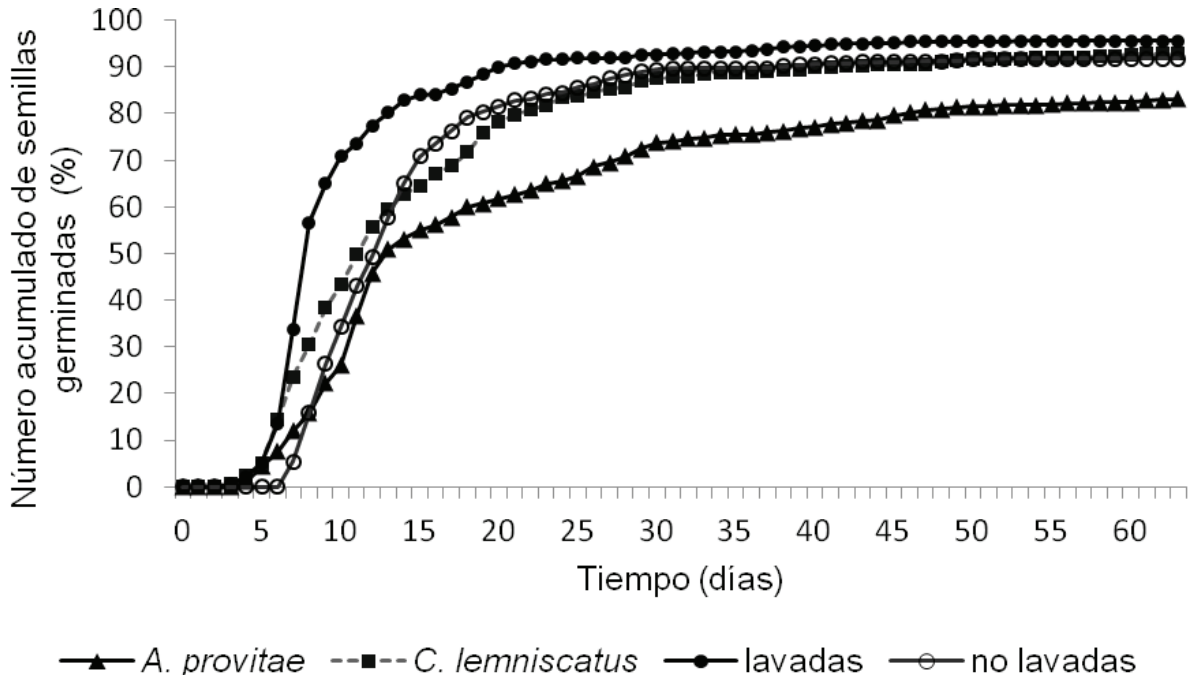
comenzaron a germinar al tercer día de iniciado el experimento; mientras que las no lavadas, lo hicieron al séptimo día (Figura 7, Tabla 3). El mayor rendimiento de germinación lo mostró el tratamiento control de semillas lavadas (92%) el cual alcanzó a los 26 días; en segundo lugar de rendimiento figuraron los tratamientos de semillas sin lavar y las ingeridas por *C. lemniscatus* (90 y 89%, respectivamente) a los 33 días en ambos casos; mientras que las ingeridas por *A. provitae* lo hicieron en último lugar (83%) a los 48 días (Tabla 3; Figura 7). En la Tabla 4 mostramos las medias y medianas dentro de los intervalos de confianza del 95%, de cada tratamiento de germinación. Las semillas lavadas superaron el 50% de germinación ( $T_{50}$ ) a los ocho días de iniciado el experimento, las ingeridas por los lagartos *C. lemniscatus* y *A. provitae* lo alcanzaron a los días 11 y 13, respectivamente, mientras que las semillas no lavadas lo lograron el día 12 (Tabla 3, Figura 7). Los porcentajes de germinación total (GT) de las semillas de *M. schatzlii* alcanzados en cada uno de los cuatro tratamientos al cabo de 63 días, los presentamos en la Tabla 3.

No consideramos las especies de aves en las pruebas de germinación, puesto que *T. bicolor* y *M. gilvus* han sido previamente referidas como especie depredadora y dispersora, respectivamente de semillas de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus*, *Cereus repandus* y *Pilosocereus tillianus* (Soriano *et al.* 1999, Aranguren 2007).

Al comparar por pares los resultados del número de semillas germinadas en cada tratamiento de germinación, mediante la prueba de Kaplan Meier (Scott *et al.* 1984) (Tabla 4), determinamos que, salvo el par de curvas de semillas consumidas

**Tabla 3.** Tiempos de germinación de semillas de *M. schatzlii* bajo cuatro tratamientos.

Tratamientos	Inicio de la germinación $I_g$ (día)	50% de la germinación $T_{50}$ (día)	Porcentaje total de semillas germinadas $G_T$
<i>C. lemniscatus</i>	3	11	92,8
<i>A. provitae</i>	3	13	83,2
No lavadas	7	12	92,4
Lavadas	3	8	95,6



**Figura 7.** Porcentaje de germinación diaria acumulada de semillas de *M. schatzlii* bajo cuatro tratamientos.

por el lagarto *C. lemniscatus* y las no lavadas, todos los demás pares mostraron diferencias significativas ( $p=0.005$ ).

## DISCUSIÓN

En cuanto a las medidas y observaciones fenológicas de *Melocactus schatzlii*, los valores morfométricos de los individuos y sus frutos están dentro de las dimensiones referidas para esta especie por Taylor (1991) y Rondón (2001). De igual manera, el contenido de agua de los frutos (85%) concuerda con los valores obtenidos en otras cactáceas columnares, tales como *S. griseus* (78,3%) y *C. repandus* (89,2%) (Nassar y Emaldi, 2008).

Aunque en líneas generales nuestras observaciones sobre las etapas del proceso de expulsión de frutos en *M. schatzlii* concuerdan con la descripción de Figueira *et al.* (1994) para *M. violaceus*, las mismas contrastan en relación a la duración del proceso, pues mientras que estos autores refieren sólo 30 minutos, en el caso de *M. schatzlii* la expulsión de los frutos puede tardar entre cuatro y nueve horas. Tal diferencia puede ser debida a: i) el bajo número de frutos de *M. violaceus* ( $n = 3$ ) observados por estos autores y, ii) las menores

dimensiones de los frutos de *M. violaceus* con relación a los de *M. schatzlii*, quienes difieren en un 35% en longitud.

Nuestras observaciones mostraron que *M. schatzlii* fructificó continuamente durante el año de estudio, mostrando al mismo tiempo dos máximos que parecen estar correlacionados con el régimen promedio de precipitaciones del sitio cuando consideramos un desfase de aproximadamente dos meses entre ambos (Figura 3). Tal desfase puede entenderse si tomamos en cuenta el tiempo de paso desde la antesis hasta la expulsión del fruto ( $60 \pm 12$  días), lo cual podría poner de manifiesto una posible relación entre la fructificación de *M. schatzlii* y el régimen de precipitaciones. Además, cuando consideramos sólo los valores de precipitaciones de los meses del estudio, la correlación de Spearman arroja un valor intermedio ( $r = 0.53$ ) entre la correlación sin el desfase temporal ( $r = 0.30$ ) y el promedio obtenido en 17 años ( $r = 0.86$ ). Por lo tanto, podríamos sugerir que el patrón de producción de frutos de esta cactácea obedece a un ritmo endógeno como respuesta adaptativa a las condiciones hídricas de un año promedio, más que a las condiciones de un año en particular. Nassar y Emaldi (2008)

FRUCTIFICACIÓN, FRUGIVORÍA Y DISPERSIÓN EN *M. SCHATZLII*

**Tabla 4.** Tomparación entre pares de tratamientos de germinación, número de semillas germinadas, por medio del test de Kaplan-Meier.

Par	Ji-Cuadrada	Grados de libertad	Significación
<i>A. provitae</i> – <i>C. lemniscatus</i>	38,652	1	0,000 *
<i>A. provitae</i> – semillas lavadas	155,671	1	0,000 *
<i>A. provitae</i> – semillas no lavadas	27,860	1	0,000 *
<i>C. lemniscatus</i> – semillas lavadas	42,160	1	0,000 *
<i>C. lemniscatus</i> – semillas no lavadas	0,875	1	0,350
Semillas lavadas – semillas no lavadas	81,042	1	0,000 *

\* Difieren significativamente

también obtienen una respuesta semejante en las especies de cactáceas columnares *S. griseus* y *C. repandus*.

**Relaciones planta-animal.** El ensamble de frugívoros vertebrados asociados a *M. schatzlii* está integrado por los lagartos *A. provitae* y *C. lemniscatus*, además de las aves *M. gilvus* y *T. bicolor*. A pesar de encontrarse en Mucumí gran parte de las 19 especies de aves y las tres cactáceas columnares referidas por Soriano *et al.* (1999), no registramos otras especies en el ensamble de frugívoros asociado a *M. schatzlii*, quizás por ser un ambiente abierto, la mayoría de las aves no buscan recursos cerca del suelo. No descartamos la posibilidad que tanto la perdiz encrestada (*Colinus cristatus horvathi*) como la comadreja ratona llanera (*Marmosa robinsoni*) que son especies comunes en el enclave semiárido de Lagunillas (Zambrano 2001) consuman frutos de *M. schatzlii*, por lo que quizás sea necesario aumentar el esfuerzo de filmaciones para precisar la interacción con otros vertebrados presentes en la localidad de estudio.

Durante el año de estudio, observamos 155 frutos disponibles que no fueron consumidos; lo cual sugiere que este recurso no está limitado para los frugívoros, tanto vertebrados como invertebrados. Además, este argumento se ve reforzado por el hecho que *A. provitae* y *C. lemniscatus* no exhiben repartición temporal de sus actividades de consumo

de frutos de *M. schatzlii* en Mucumí. Al no haber competencia entre los frugívoros por este recurso, podríamos esperar un ensamble más diverso de frugívoros asociados a este cactus. Consideramos que el alto contenido de agua presente en los frutos de *M. schatzlii* es el factor primordial que condiciona la avidez de estos animales por éstos, ya que los nutrientes necesarios para su metabolismo los encuentran en su dieta generalista, que incluye insectos, arácnidos y moluscos, entre otros rubros (Pianka 1970, Pianka 1973, Scudday and Dixon 1973, Vitt y Caldwell 1994, Vitt y de Carvalho 1995, Zaluar y Rocha 2000). Nuestros datos indican que existen tres aspectos de significación especial en este sistema planta-animal: i) los frutos de *M. schatzlii* exhiben características de color rojo y ubicación promedio a 171 mm del suelo que, salvo por la ausencia de olores fétidos, los califica dentro del síndrome de saurocoria (Van der Pijl 1972); además, ii) aunque en Mucumí la producción de frutos de esta especie mostró dos máximos, la misma fue continua durante todo el año; finalmente, iii) la gran cantidad de agua contenida en estos frutos (85%), hace que representen un recurso de singular importancia, tanto por su ubicación (acceso), disponibilidad en el tiempo y como fuente de agua en un ambiente, donde este recurso es limitado. Por las razones antes señaladas, nos atrevemos a sugerir que más que una fuente de alimento, estos frutos garantizan

el aporte de agua para los frugívoros no voladores que los consumen, tal como ha sido referido por Christian *et al.* (1984) y Figueira *et al.* (1994) con otras especies de reptiles. Por otra parte, pese a que Snow (1971) señala que “gracias a las estrategias adaptativas de producción, presentación y recompensas nutricionales, los frutos pueden atraer la mayor cantidad y variedad de dispersores posibles”, consideramos que nuestros datos de eventos de consumo indican que el vínculo mutualista parece restringirse a las dos especies de lagartos *A. provitae* y *C. lemniscatus*, quienes al igual que las aves, poseen visión a color.

Los frutos que consumieron estos lagartos estaban inmersos en el cefalio, donde apenas se observaba su color rojo y no alcanzaban la FI; de igual manera, consumieron frutos que se encontraban en el suelo, luego que habían caído del cefalio. Por el contrario, Figueira *et al.* (1994) refieren que el lagarto *T. torquatus* sólo parece consumir frutos de *M. violaceus* que estén en una fase avanzada del proceso de expulsión. En definitiva, nuestros datos concuerdan con los postulados de Van der Pijl (1972), sobre la saurocoria como estrategia de dispersión de semillas y, al mismo tiempo, apoyan la propuesta de Taylor (1991) quien postula que todo el género *Melocactus* es dispersado por lagartos.

Los géneros *Cnemidophorus* y *Ameiva* exhiben una dieta generalista característica de la familia Teiidae que, además de incluir una gran variedad de artrópodos (tanto adultos como de sus larvas) presentan una actividad de consumo que se ajusta a la de un amplio forrajeador de invertebrados terrestres (Pianka 1970, Pianka 1973, Scudday and Dixon 1973, Vitt y Caldwell 1994, Vitt y de Carvalho 1995, Zaluar y Rocha 2000), por lo que el consumo de frutos de *M. schatzlii* pareciera ser complementario en sus dietas.

En este ambiente, *A. provitae* mostró tener la capacidad de movilizar el mayor número de semillas de *M. schatzlii* ( $ICe = 11,80$  semillas/hora/fruto) lo cual perfila a este lagarto como la especie con el mayor potencial dispersor de esta cactácea; mientras que *C. lemniscatus* apenas alcanzó un  $ICe = 2,85$  semillas/hora/fruto. Consideramos que esta alta movilización de semillas de *M. schatzlii*, que se mantiene a lo largo del año, puede ser promovida por el alto contenido de agua en estos frutos (85%) permitiendo que esta interacción planta-animal se mantenga en el tiempo al garantizar a los lagartos el recurso hídrico. Desde esta óptica, las cuatro especies de vertebrados y los

invertebrados frugívoros que registramos, tendrán siempre acceso a una fuente segura de agua.

Con relación a las aves, Soriano *et al.* (1999) refieren que *M. gilvus* prefiere consumir frutos rojos de la cactácea columnar *S. griseus*, actuando como un potencial dispersor de sus semillas. Igualmente, Aranguren (2007) menciona a *M. gilvus* como el ave dispersora más eficiente de la cactácea columnar *Pilosocereus tillianus*. Además, Soriano *et al.* (1999) y Aranguren (2007) catalogan a *T. bicolor* como depredador de semillas de las cactáceas columnares *S. griseus*, *C. repandus* y *P. tillianus*. En virtud de estos antecedentes, para el caso de *M. schatzlii* podríamos asignar de manera tentativa a cada una de estas especies de aves el mismo papel funcional propuesto por Soriano *et al.* (1999) y Aranguren (2007), hasta que puedan realizarse las correspondientes pruebas de germinación.

**Germinación y dispersión.** Las semillas no dependieron del tratamiento que recibieron al pasar por los tractos digestivos de los lagartos, de hecho estos tratamientos, retardaron el porcentaje de germinación en relación con los tratamientos de semillas lavadas y de semillas con pulpa. Ciertamente podemos hablar de un inhibidor o retardante de la germinación de semillas de *M. schatzlii*, el cual no es tan efectivo como el posible inhibidor presente en *M. violaceus* (Figueira *et al.* 1994), cuyas semillas luego de 36 días no germinaron, a pesar que estos autores no dan explicación del suceso. En *M. schatzlii*, este inhibidor o retardante se encuentra en la pulpa, puesto que el tratamiento de las semillas lavadas exhibe una mayor eficiencia en la germinación (Figura 7). Por otra parte, su naturaleza no ha sido estudiada hasta el presente.

Pese a que *C. lemniscatus* incrementó la tasa de germinación de las semillas que consumió, no encontramos diferencias significativas con la tasa de germinación de las semillas no lavadas (Tabla 4, Figura 7). En contraste, los datos de Figueira *et al.* (1994) muestran que las semillas de *M. violaceus* consumidas por el lagarto *T. torquatus* germinaron a los seis días y alcanzaron un éxito de 36% a los 26 días, mientras que las semillas provenientes directamente del fruto no germinaron. En nuestro caso, *C. lemniscatus* y *A. provitae* lograron que el 93 y 83%, respectivamente las semillas ingeridas de *M. schatzlii*, germinaran en 33 y 48 días, respectivamente; por lo tanto, ambas especies de lagartos promueven la dispersión de las



semillas de *M. schatzlii*, al menos aumentando el distanciamiento desde el cactus parental, aunque su aporte en aumentar el número de semillas que germinan no es evidente. No obstante, en las interacciones positivas que encuentra Traveset (1998) en su revisión de vertebrados frugívoros, refiere a los lagartos como dispersores de semillas, donde un 50 % de las interacciones son positivas, el 36% son interacciones neutras y sólo el 18% son negativas.

Consideramos que tanto *C. lemniscatus* como *A. provitae*, son dispersores de *M. schatzlii* ya que alejan a las semillas de sus parentales y, además, al defecar en áreas favorables para la germinación de las semillas y establecimiento de sus plántulas, como lo indica Herrera (2002), que podrían ser, en este caso las áreas bajo la influencia de las plantas nodrizas *Prosopis juliflora* y *Acacia farnesiana*, del cardonal-espinar de Mucumí, quienes modifican las propiedades químicas del suelo bajo sus copas y propician la germinación de semillas de las cactáceas columnares *S. griseus* y *C. repandus* (Larrea-Alcázar 2007). También observamos a *M. schatzlii* junto a plantas de los géneros *Croton*, *Cordia*, *Jatropha* y *Opuntia* pudieran estar ejerciendo un efecto parecido al de las plantas nodrizas, por ser estos espacios moderadamente sombreados y frecuentados por estos lagartos. Además, el paso de las semillas por el tracto digestivo de estos lagartos disminuye su el tiempo de imbibición, en al menos dos días (Tabla 3, Figura 7).

Al ser los lagartos *A. provitae* y *C. lemniscatus* responsables del 90% de los eventos de consumo de frutos y actuar como dispersores de semillas de *M. schatzlii* en el enclave de Lagunillas, estamos en presencia de un ensamble de lagartos diurnos, de hábitos alimentarios generalistas, que incluyen frutos en su dieta y son dispersores de semillas que pasan intactas por sus tractos digestivos y son viables. Estos hechos apoyan fuertemente la hipótesis de la dispersión dirigida planteada por Howe and Smallwood (1982), quienes afirman que el conjunto de adaptaciones permiten a las diásporas alcanzar lugares donde las condiciones microambientales favorecen su establecimiento en lugares donde las semillas logran establecerse de manera no estocástica.

Las plantas que son dispersadas por animales tienden a tener una baja probabilidad de diferenciación local o regional, incluida la evolución de adaptaciones hacia los dispersores

locales, con lo que les permite entonces, un flujo genético suave pero persistente por salida de semillas y polen (Herrera 2002). Es ahí donde puede ser importante la participación de las aves, específicamente de *M. gilvus* como posible partícipe de un flujo genético entre poblaciones de *M. schatzlii*, y es por ello necesario profundizar el esfuerzo en más observaciones para registrar si otras aves consumen los frutos de *M. schatzlii*, y además realizar pruebas de germinación con semillas consumidas por *M. gilvus* y *T. bicolor* para probar sus papeles funcionales como posibles dispersor y depredador de sus semillas, respectivamente.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos manifestar nuestro agradecimiento a las siguientes personas e instituciones: A la familia Rojas por permitirme trabajar y pernoctar en la localidad de Mucumí; J. Murillo, por su valiosa ayuda en la preparación y puesta a punto del equipo de filmación utilizado en el trabajo de campo; A. Pérez por ayudarnos con la aplicación del programa “Estimates”, quien junto con R. Pacheco colaboraron en la identificación y montaje de los Formicidae; J. Suniaga por facilitarnos los datos climáticos de San Juan de Lagunillas; L.D. Otero y S. Segnini, nos permitieron el acceso a la colección de insectos del Laboratorio de Ecología de Insectos, bajo su responsabilidad; Guillermo Bianchi, por su ayuda en la comparación estadística de las curvas de germinación; Paolo Ramoni-Perazzi por su colaboración en parte del tratamiento estadístico; Jafet Nassar, por su valiosa asesoría; y, F. Ely, por la traducción del resumen al inglés. Esta investigación fue parte del trabajo de grado de Maestría del postgrado en Ecología Tropical efectuado por el primer autor con financiamiento parcial de Fundayacucho N°: V-224-22713-2006-1.

## LITERATURA CITADA

- ZANDRESSEN R. y R. PONTE. 1973. Estudio integral de los ríos Chama y Capazón. Climatología e hidrología. Escuela de Geografía, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida.
- ARANGUREN C.I. 2007. Frugivoría y dispersores primarios de *Pilosocereus tillianus* (Gruber & Schatzl) en el enclave semiárido de

- lagunillas. Tesis de Licenciatura ULA. Mérida.
- ATAROFF M. y L. SARMIENTO. 2003. Diversidad de los Andes de Venezuela. I Mapa de unidades Ecológicas del Estado Mérida. CD-ROM, Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes, Mérida.
- ATAROFF M. y L. SARMIENTO. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp. 9-26, in La Marca E. y P. Soriano (ed.): Reptiles de Los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite Mérida, BIOGEOS. Mérida.
- CHRISTIAN K.A., C.R. TRACY, y W.P. PORTER. 1984. Diet, digestion, and food preferences of Galápagos land iguanas. *Herpetologica* 40:205-212.
- COLWELL R.K. 2005. EstimateS, statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 7.5. User's guide. University of Connecticut, Storrs.
- FIGUEIRA C.J.E., J. VASCONCELLOS-NETO, M.A. GARCÍA and A.L. TEIXEIRA DE SOUZA. 1994. Saucocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26(3):295-301.
- GOUDET J.P. 1978. Propositiones relativas a la ejecución de un programa de investigación forestal en las zonas áridas y semiáridas de Venezuela. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. Mérida.
- HERRERA C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp. 185 – 208, in *Plant – Animal Interactions, an evolutionary approach*. C.M. Herrera y O.Pellmyr (ed.): Blackwell publishing. London
- HOWE H.F. y J.F. ESTABROOK. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *The American Naturalist* 111(981):817-832.
- HOWE H.F. y J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- LARREA-ALCÁZAR, D.M. 2007. Síndrome nodriza y ecología de la regeneración de cactus columnares en un enclave semiárido andino. Tesis Doctoral, ICAE, ULA. Mérida, Venezuela.
- NARANJO M. E., C. RENGIFO y P. SORIANO. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology* 19:19-25.
- NASSAR J.M. and N. RAMÍREZ. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248:31-44.
- NASSAR J.M., N. RAMÍREZ, M. LAMPO, J.A. GONZÁLEZ, R. CASADO and F. NAVA. 2007. Reproductive biology and mating system estimates of two andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (cactaceae). *Annals of Botany* 99(1):29-38.
- NASSAR J.M. y U. EMALDI. 2008. Fenología reproductiva y capacidad de regeneración de dos cardones, *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb. y *Cereus repandus* (L.) Mill. (Cactaceae). *Acta Botánica Venezolánica* 31(2):495-528.
- PONCE M. 1989. Distribución de cactáceas en Venezuela y su ámbito mundial. Trabajo de ascenso. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía, Maracay.
- PIANKA E.R. 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51(4): 703-720.
- PIANKA E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- RICO R., L.E. RODRÍGUEZ, R. PÉREZ y A. VALERO. 1996. Mapa y análisis de la vegetación xerófila de las lagunas de Caparú, cuenca media del río Chama, Estado Mérida. *Plántula* 1(1): 83-94.
- ROJAS J.J. 1970. El paisaje semiárido de la cuenca media del río Chama. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Mérida.
- RONDÓN R.J. A. 2001. Cactaceae de la zona xerófila del Estado Mérida, Venezuela. Primera Edición. Universidad de Los Andes. Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Talleres gráficos Universitarios, Mérida.
- SALISBURY F.B. and C.W. ROSS. 1992. *Plant Physiology*. Fourth edition. Wadsworth Publishing Company, Belmont. 682 pp.
- SCOTT S.J., R.A. JONES and W.A. WILLIAMS. 1984. Review of data analysis methods for seed germination. *Crop Science* 24:1192-1199.

- SCUDDAY J.F. and J.R. DIXON. 1973. Diet and feeding behavior of teiid lizards from Trans-Pecos, Texas. *Southwestern Naturalist* 18:279-289.
- SNOW D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194-202.
- SORIANO P.J., M.E. NARANJO, C. RENGIFO, M. FIGUERA, M. RONDÓN y L. RUIZ. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 12(2):91-100.
- SORIANO P.J. y A. RUÍZ. 2003. Arbustales Xerofíticos. Pp. 696-715, in Aguilera M., A. Azocar y E. González-Giménez (ed.): *Biodiversidad en Venezuela*. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONACIT). Caracas.
- TAYLOR N.P. 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* 1991(9):1-80.
- TILL H. y R. GRUBER. 1982. Ein wunderschöner neufund aus Venezuela: *Melocactus schatzlii* Till et Gruber. *Kakteen und Sukkulenten* 33(4):68-70.
- TRAVESETA. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:151-190.
- VAN DER PIJL, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin.
- VASCONCELLOS-NETO J., A.L.T. DE SOUZA, M. M. GUIMARAES y D. M. DE FARIA. 2000. Effects of color, shape and location on detection of cactus fruits by a lizard. *Journal of Herpetology* 34(2):306-309.
- VITT L.J. and J.P.CALDWELL. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology, London* 234:463-476.
- VITT L.J. and C.M. DE CARVALHO. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of northern Brazil. *Copeia* 1995:305-329.
- ZALUAR H.L.T. and C.F. ROCHA. 2000. Ecology of the wide-foraging lizard *Ameiva ameiva* (Teiidae) in a sand dune habitat of Southeast Brazil: Ontogenetic, sexual and sexual trends in food habits, activity, thermal biology, and microhabitat use. *Ciência e Cultura* 52(2):101-107.
- ZAMBRANO Z. 2001. Impacto del marsupial *Marmosa robinsoni* sobre la reproducción de dos cactáceas columnares en un enclave interandino venezolano. Trabajo Especial de Grado de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

---

Recibido 28 de junio de 2010

Aceptado 21 de noviembre de 2010